

红铃虫生殖的激素调节控制

戴季达 吴载宁 陆志芬 郭为众 曹梅讯

(中国科学院上海昆虫研究所)

摘要 不同时期加温催化的红铃虫越冬雌蛾,其卵巢的发育程度及速度是明显不同的,而卵巢的发育与否似乎又与其交配能力相关。4月上旬刚羽化的雌蛾卵巢小而透明,没有任何卵巢沉积,以后几天的发育甚微,而此时的交配率仅为 13% 左右。到 8 月初,刚羽化的雌蛾卵巢已部分发育,末端卵粒已有少量卵黄沉积,其发育速度也较前者快,而此时的交配率已上升至 49% 左右。

经 ZR515 点滴的刚羽化雌蛾(无论是什么时期加温催化的),它们的卵巢发育程度和速度均显著提高,并促进了卵黄沉积。因而,它们的交配能力也随之增强。经最适剂量 $0.1\mu\text{g}$ /头点滴的雌蛾,交配率可高达 70%。

经点滴的雌蛾产卵周期和产卵高峰均大大提前,卵母细胞的成熟比较一致,因而每次均能产出成批的卵,总产卵量也明显高于对照。并且,这些卵均能孵化,胚后发育亦属正常。

本文还探讨了激素、卵巢以及交配等三者的相互关系,并试论了补充营养、激素对交配及产卵的作用。

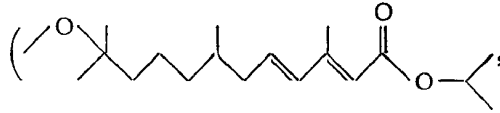
有关内分泌与生殖的关系研究最早可追溯到 1935—1936 年, Wigglesworth 和 Weed 先后提出了咽侧体的促生殖理论。继后,又有许多报道证实了由咽侧体分泌的保幼激素(JH)以及人工合成的类似物(JHA)对多种昆虫的生殖行为均具有不同程度的促进作用。但是,在鳞翅目昆虫中,除已肯定有作用的大菜粉蝶 *Pieris brassicae* (Karlinsky, 1962; 1963)、斑蝶 *Danaus plexippus* (Pan 和 Wyatt, 1971)、一种蛱蝶 *Nymphalis antiopa* (Herman, et al., 1975) 及粘虫 *Leucania separata* (吴秋雁等, 1963) 4 种外,而在其它大多数鳞翅目昆虫中均为否定的结果(见 Engelmann, 1968; 1970, Barth 和 Lester, 1973; Matthews, et al., 1978; Pan, 1977; 郭鄂等, 1979),从而使保幼激素的作用机理在鳞翅目中,特别是在那些成虫寿命短而又不取食的蛾类中陷入了难以解释的困境。

本文报道了 ZR 515 (JHA) 对红铃虫成虫(属鳞翅目的蛾类)交配、产卵等活动的促进作用,并对激素与生殖之间的关系作了讨论。

材 料 和 方 法

试验昆虫取自浙江上虞、海盐等地红铃虫(*Pectiophora gossypiella*)的越冬幼虫,在 28°C 恒温下分批催化(加温催化前保存在 8°C 左右)。成虫交配、产卵的条件为: 28°C 恒温, 90% 以上的相对湿度,每天光照 10 小时,黑暗 14 小时。对照雌虫或处理雌虫一般在羽化后或点滴处理后 2 天再行配对,配对雄虫的虫龄一律为 2 天。

作点滴用的保幼激素类似物(JHA)系上海农药研究所合成的 ZR 515



反, 反-11-甲氧基-3, 7, 11-三甲基十二碳-2, 4-二烯酸异丙酯)。

处理方法是采用雌蛾腹末腹面点滴, 每头 1 微升丙酮溶液, 内含不同剂量的激素有效物质(分 0.01, 0.1, 1, 10 微克 4 种)。蛾子在点滴前用少量乙醚气体进行麻醉。

检查指标: 配对 4 天后立即解剖雌虫, 如交配囊中已形成较坚实的精包, 则为已交配的标志。

结 果

一、红铃虫交配活动的激素控制 分别于 4 月初、6 月底、8 月初及 10 月底取羽化后 12 小时以内的成虫, 每批 150 对, 分 5 组。其中 4 组分别以不同剂量的 ZR515 作点滴处理, 而另 1 组为对照 (1 微升丙酮/每头)。结果见图 1 和图 2。由图 1 可知, 不同时期加温催化的成虫, 它们的自然交配能力显然不同。4 月上旬交配率只有 13% 左右, 至 6 月下旬上升为 43%, 而到 8 月上旬即可高达 49%, 但 10 月底却又下降到 30% 左右。因此, 同样都是越冬代成虫, 由于它们在化蛹前所经历的低温期长短不一, 其羽化后的交配能力也明显地不同。

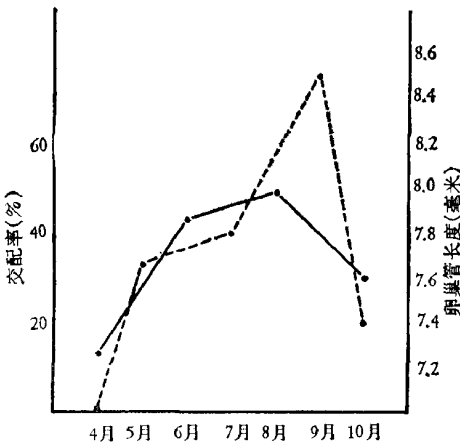


图 1 不同月份催化的雌蛾交配率及其卵巢管长度

●——● 交配率 ●---● 卵巢管长度(零小时)

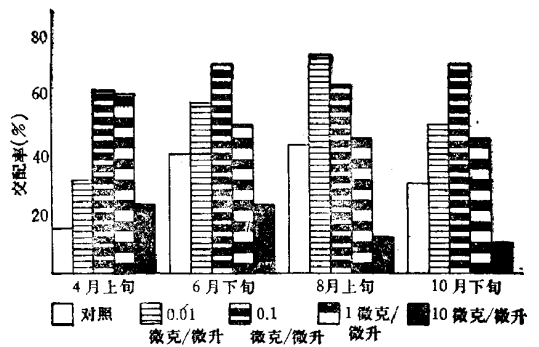


图 2 JHA 对雌蛾交配能力的影响

由图 2 可知, 尽管不同时期催化的雌蛾交配率明显不同, 但它们经一定剂量 ZR515 处理后, 交配能力均有显著提高。它们随着剂量的增加而不断上升, 直至增加到一定阈值时, 交配率又开始下降。其中最有效的剂量为 0.1 微克/头, 它们的交配率均可高达 70% 左右。但由于各月份自然交配能力的起步不同, 因而不同剂量的外源激素所诱导的交配能力也随之变异。

由此可见, 红铃虫雌虫的交配活动显然受到保幼激素的调节。越冬代雌蛾在一年中大部分时期不交配或交配不稳定现象可能是由于它们体内缺乏足够的保幼激素所致, 而

外源保幼激素通过体表的渗入，弥补了内源激素的不足，因而大大提高了蛾子的交配能力。但是，当两者(内源和外源的)含量超过一定阈值时，却反而显示出异常反应，致使交配率再度下降。因此，过量的保幼激素不但不能促进交配，反而起着抑制作用。

二、JHA 对卵巢发育的影响 分批取不同时期催化的雌虫，待其羽化展翅后立即进行 1 微克 ZR515/头点滴处理(对照组每头滴以 1 微升丙酮)，然后进行不同时间的卵巢测量，以比较不同时期催化的雌虫卵巢的发育程度以及激素对其发育的影响。每项测量指标均系 20 头平均数(表 1)。由表 1 和图 1 可知，不同时期催化的雌蛾，其卵巢发育显然不同。4 月份测量数据表明其卵巢在羽化后发育甚微，蛾龄为零小时的卵巢小而透明(无任何卵黄沉积)。以后，随着加温催化前低温保存期的延长，刚羽化的雌蛾卵巢的发育程度(无论是卵巢管长度还是卵黄沉积)也随之逐渐增高。但是，到了 10 月份，其零小时卵巢的发育程度反而不及 5、7、9 等月份。换言之，当加温催化前低温保存期过长时，对卵巢的发育是不利的。这种变化趋势似乎与前述交配能力的变化趋势完全吻合(图 1)。由此推论，卵巢发育程度与交配能力两者之间可能存在着一定的相关。此外，由表 1 还可得出，不同月份催化的雌蛾卵巢在羽化后 3 天内的发育速度似乎也存在着上述趋势。

经 ZR515 处理的雌虫卵巢(1 微克/头)，它们的增长速度均远远领先于对照组(1 微升丙酮/头)，而且，经激素处理的卵巢发育较整齐划一，各项数据的标准差一般均小于对照组(见表 1)。

表 1 JHA (ZR515) 对卵巢发育的影响 (单位：毫米)

羽化后虫龄			零 小 时	1 天	2 天	3 天
测量部位						
卵 巢 小 管 长 度	4 月	对照	7.02±0.68		7.40±0.96	
		处理			9.13±0.79	
	5 月	对照	7.66±0.84	7.66±0.89	8.39±1.40	8.77±1.54
		处理		9.54±1.15	10.53±1.34	11.86±1.16
	7 月	对照	7.75±0.75	8.95±0.88	9.70±1.44	9.71±1.0
		处理		9.65±0.73	11.77±1.11	12.61±1.5
	9 月	对照	8.46±1.10	8.95±1.03	9.75±0.9	10.34±1.13
		处理		10.07±1.5	11.86±1.25	12.79±1.36
末 端 卵 粒	宽	5 月 对照	0.18±0.01	0.19±0.02	0.20±0.03	0.20±0.04
		5 月 处理		0.23±0.03	0.23±0.02	0.27±0
	长	5 月 对照	0.23±0.03	0.28±0.07	0.33±0.16	0.33±0.10
		5 月 处理		0.37±0.07	0.47±0.02	0.48±0.03

综上所述，尽管不同时期催化的成虫在生理发育上有所不同，保幼激素可能是通过促卵巢成熟来起作用的，而卵巢的成熟与否似乎又与雌蛾的交配行为相关。

三、激素与产卵的关系 取 5 月份羽化的雌虫(虫龄为 3—4 天)，处理组(1 微克 ZR515/头)和对照组(1 微升丙酮/头)各 40 对，配对后每隔一天统计产卵量，结果见图 3。

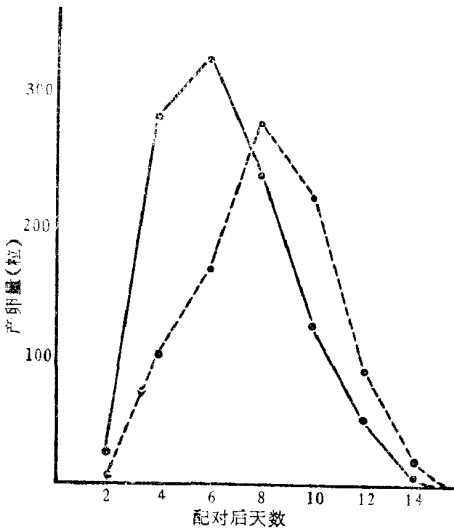


图3 JHA (1 微克 ZR515/♀) 对产卵的影响
--- 丙酮对照 ——— 处理组

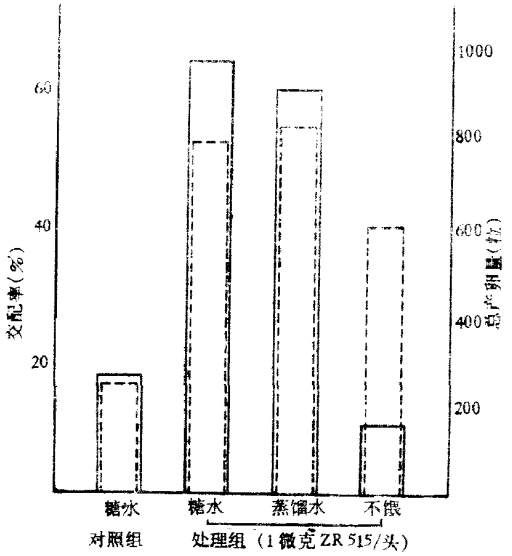


图4 补充营养对交配、产卵的影响
—— 交配率 —— 产卵量

由图3可知,外源保幼激素能明显促进雌虫的产卵周期,即经ZR515处理的雌蛾,它们的产卵周期和产卵高峰大大提前。此外,由于激素作用,促使卵母细胞的成熟比较一致,因而经交配的雌蛾能同时产出成批卵,产卵总量也明显高于对照组。这些卵均能正常发育孵化,孵化率几乎达100%,它们的胚后发育也均正常。

四、补充营养、激素类似物对交配及产卵的影响 取3月份羽化的雌蛾(虫龄在24小时以内)120头,分别设喂糖水(5%),蒸馏水以及两者均不喂的3种组别,每组均以1微克ZR515/头剂量进行点滴处理。另设一组空白对照(未经激素处理,但每天仍喂以

5%的糖水),待2天后,投入同虫龄的雄虫,以1:1性比进行配对,每只容器投放10对,每组30对。各组的交配产卵等情况分别列于图4和图5。

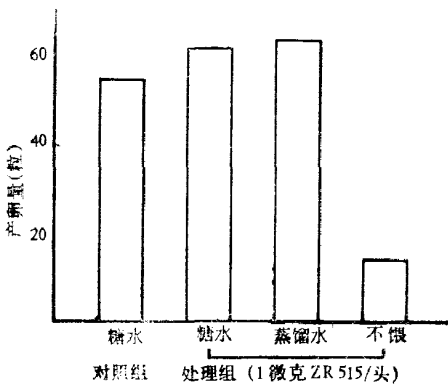


图5 每头雌蛾平均产卵量的比较
(按已交配的雌虫数计)

由图4和图5可知,经激素处理的雌蛾,无论是每天喂糖水还是蒸馏水,它们的交配率和总产卵量以及每头交配雌虫的平均产卵量均相差无几。与对照组的结果相比,我们可以认为,保幼激素类似物能促进雌蛾的交配行为这一点是无可非议的。如果雌蛾同时又获得一定量的水分(或糖水),则能大大延长其寿命,并加速产卵速率。产卵量也明显

提高。至于两者均不喂的雌蛾,虽然交配率远远高于对照组,但由于成虫寿命大大缩短,所以雌蛾一生的产卵量相当低,甚至比对照的还低。

综上所述,保幼激素不仅能促进红铃虫雌蛾的卵巢成熟,从而调节其交配行为,而且

还能使其产卵加速和增产。补充营养(水或糖水)能维持成虫的正常生命,保证卵巢发育和产卵行为的顺利进行。

讨 论

咽侧体激素影响昆虫交配活动究竟是原发反应还是继发反应,以及它们与卵巢之间的关系,迄今尚未获得一致结论。大多数学者(Engelmann, 1965; Davis, 1965等)均认为昆虫的交配行为能激动其本身的内分泌中心(咽侧体);然后,再通过咽侧体分泌激素来调节其卵巢的成熟。但也有学者在一种蝗虫(*Chorthippus parallelus*)中发现,只有当它们的卵巢成熟到一定程度时,才有可能促成交配(Haskell, 1960)。至于在鳞翅目中更是与众不同,在所有被测试过的种类中,切除咽侧体,或去势又切除咽侧体后均不能影响交配。但我们的实验结果却肯定 ZR515 (JHA) 能明显地促进越冬代红铃虫的交配、产卵等行为。并且,似乎是通过调节卵巢的成熟来控制其行为反应。由此可见,内分泌、卵巢以及生殖行为等三者之间的关系可能依昆虫的种类不同而不同。

补充营养、激素以及生殖行为三者之间的关系似乎亦存在着同样的例外。吴秋雁等(1963)首先提出了在鳞翅目蛾类中,粘虫(*Leucania separata*)是一个特例,它们只有在喂糖水(以获得补充营养)以及有活性的咽侧体作用下,卵巢才能发育成熟,两者条件缺一不可。在我们的实验里同样也证实了激素和补充营养的重要性,在足够量的保幼激素作用下,并提供充分的补充营养(水源或糖水)以维持成虫的正常生命,则能明显促进卵巢成熟,提高交配率,加速产卵周期以及增加其产卵量。这似乎在鳞翅目蛾类中,继粘虫后又一个特例。

红铃虫雌蛾卵巢发育程度及交配能力逐月不同的变化趋势可能与越冬代幼虫在加温催化前所经历的低温保存期长短有关,而低温期的长短可能又影响内分泌系统的活动周期,致使各月份虫体内源激素(JH)的含量不等,因而影响了卵巢发育程度及其交配、产卵能力。同样,在各月份催化的蛾子中,总有不同数量的雌蛾不表现出任何交配等生殖行为,这可能由于这些个体中缺乏足够量的内源激素所致。但是,它们一旦获得一定量外源保幼激素后,随即诱导了卵巢的发育,待其发育至一定程度时,可能又分泌出某种物质(或某种刺激),通过特定的作用方式(途径)控制着蛾子的交配能力。至于在自然情况下,尚未肯定能活化昆虫内分泌中心的外界因子。以上仅仅是一种分析,究竟何故,还有待进一步实验证实。

根据上述结果和讨论,我们还可推测,可能还有一些尚未测试过的鳞翅目昆虫,其生殖行为也是受保幼激素所控制的。而其作用方式,作用时期以及原发还是继发反应等关系可能均因种类的不同而不同。

参 考 文 献

- 吴秋雁等 1963 粘虫咽侧体对卵巢发育与成熟的作用。昆虫学报 12 (4): 402—10。
郭鄂等 1979 昆虫的激素。156—181 页, 182—191 页。科学出版社。
Barth, R. H. and L. J. Lester 1973 Neuro-hormonal control of sexual behavior in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 18: 455—72.
Davis, N. T. 1965 Studies of the reproductive physiology of Cimicidae. III. The seminal stimulus.

J. Insect Physiol., **11**: 1199—211.

Engelmann, F. 1965 The mode of regulation of the corpus allatum in adult insects. *Arch. Anat. Morph. Exp.*, **54**: 387—404.

Engelmann, F. 1968 Endocrine control of reproduction in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **13**: 1—26.

Engelmann, F. 1970 The physiology of Insect Reproduction. Pergamon Press Inc. pp. 143—89.

Haskell, P. T. 1960 Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 3. The influence of the gonads. *Animal Behaviour* **8**: 76—81.

Herman, W. S. et al. 1975 Regulation of oögenesis, female specific protein production, and male and female reproductive gland development by juvenile hormone in the butterfly, *Nymphalis antiopa* (Lep., Nymphalidae). *J. Comp. Physiol.*, **99**(4): 331—8.

Karlinsky, A. 1962 Effets de l'ablation des corpora allata larvaires sur le développement ovarien de *Pieris brassicae* L. *Compt. Rend.*, **255**: 191—3.

Karlinsky, A. 1963 Effets de l'ablation des corpora allata imaginaux sur le développement ovarien de *Pieris brassicae* L. *Compt. Rend.*, **256**: 4101—3.

Matthews, R. W. et al. 1978 Insect Behavior. John Wiley & Sons. Inc. pp. 387—93.

Pan, M. L. 1977 Juvenile hormone and vitellogenin synthesis in the cecropia silkworm. *Biol. Bull.*, **153**: 336—45.

Pan, M. L. and G. R. Wyatt 1971 Juvenile hormone induces vitellogenin synthesis in the Monarch butterfly. *Science, Wash.*, **174**: 503—5.

Weed, I. G. 1936 Removal of corpora allata on egg production in the grasshopper. *Melanoplus differentialis*. *Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.*, **34**: 883—5.

Wigglesworth, V. B. 1935 Functions of the corpus allatum of insects. *Nature*, **136**: 338.

HORMONAL CONTROL OF REPRODUCTION IN THE PINK BOLLWORM, *PECTINOPHORA GOSSYPIELLA* (SAUNDERS)

DAI JI-DA WU ZAI-NING LU ZHI-FEN
GUO WEI-ZHONG CAO MEI-XUN

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica)

At present, the pink bollworm *Pectinophora gossypiella* (Saunders) is an important insect pest of cotton in China. In order to control this pest in the field, we need some basic knowledge concerning its reproduction biology.

Overwintering larvae in diapause were collected in the field and kept at 8°C in the laboratory. Moths were obtained after incubation at 28°C for about one month. However, these moths could carry out normal copulation only in July, August and September. In order to elucidate the cause of this phenomenon hormonal effect on reproduction of this insect was studied. The results were as follows.

The degree of ovarian development of the newly emerged female moths was variable in different months and the rate of ovarian development at normal temperature also varied. The copulatory competence of the female moths seems correlated with the degree of ovarian development. At the beginning of April the ovaries of the newly emerged female moths were very small and transparent. There was no yolk deposition and the ovaries could develop very slowly after a few days. The oocytes were then rather immature. Only 13% of the female moths would mate in this period. At the beginning of August the ovaries of the newly emerged moths were partially developed. Their developmental rate would be faster as compared with that in the former case and the percentage of mating females increased to about 49%.

We found that the ovarian development would increase dramatically after topical application of the juvenile hormone analogue (JHA) ZR 515 to the female moths whenever they emerged. The percentage of mating female moths would greatly increase accordingly and could reach above 70% when the dosage of the JHA used was 0.1 µg/moth. This treatment could promote oviposition and apparently bring forth earlier the peak of oviposition. The JHA could speed up the development of oocytes and thus more eggs would be laid.

It seems clear that the copulatory competence of the female moths coincides with the degree of ovarian development which is controlled by the JH titer in the haemolymph. The topical application of JHA can induce ovarian development and thus promote sexual maturity. Therefore the reproductive activity of the female pink bollworm moths is regulated by juvenile hormone as in the insects whose adults have long life spans and require supplementary nutrition during ovarian development.